

Würzburg, 1959

Aus dem Anatomischen Institut der Universität Würzburg

Vorstand: Prof. Dr. med. K. Neubert

Über die Bildung
des sog. achromatischen Teilungsapparates der Zelle
(Untersuchungen an der ersten Reifungsspindel
im Ei von Tubifex)

LANE LIBRARY. STANFORD UNIVERSITY

I n a u g u r a l - D i s s e r t a t i o n

verfasst und der

Hohen Medizinischen Fakultät

der

Julius-Maximilians-Universität Würzburg

zur

Erlangung der medizinischen Doktorwürde

vorgelegt von

Wolfgang Specht

aus

Oehringen/Wttbg.



Würzburg
1959

Aus dem Anatomischen Institut der Universität Würzburg
Vorstand: Prof. Dr. med. K. Neubert

Über die Bildung
des sog. achromatischen Teilungsapparates der Zelle
(Untersuchungen an der ersten Reifungsspindel
im Ei von Tubifex)

I n a u g u r a l - D i s s e r t a t i o n

verfasst und der
Hohen Medizinischen Fakultät
der
Julius-Maximilians-Universität Würzburg
zur
Erlangung der medizinischen Doktorwürde
vorgelegt von

Wolfgang Specht
aus
Oehringen/Wttbg.

Würzburg
1959

Referent: Prof. Dr. med. K. Neubert

Tag der Promotion: 24.3.59

Gedruckt
mit Genehmigung der
Medizinischen Fakultät der Universität Würzburg

Meiner Mutter
zum Gedächtnis

Inhalt

	Seite
I. Einleitung und Fragestellung	1
II. Material und Methodik	2
III. Befunde	3
IV. Diskussion	10
V. Zusammenfassung	20
VI. Literaturverzeichnis	20

Über die Bildung

des sog. achromatischen Teilungsapparates der Zelle

(Untersuchungen an der ersten Reifungsspindel
im Ei von Tubifex)

I. Einleitung und Fragestellung

Die ausserordentliche Vielfalt im Erscheinungsbild der Kernteilungsfiguren bei Protozoen und Protophyten, Metazoen und Kormophyten beruht, wie gerade die vergleichende Betrachtung eindrücklich lehrt, in erster Linie auf dem sehr verschiedenen Ausbildungsgrad des sog. achromatischen Teilungsapparates: der Spindel und der an ihren Polen gelegenen Differenzierungen (Centriol, Centrosom, Astrosphäre). Unterschiede in der Ausbildung und im Formwechsel des chromatischen Apparates (Chromosomen) treten demgegenüber an Bedeutung zurück.

Angesichts der verwirrenden Mannigfaltigkeit der Erscheinungen fällt es verständlicherweise schwer, ja es scheint geradezu unmöglich, zu einer allgemeingültigen, alle Varianten umfassenden Vorstellung vom Mitoseablauf zu gelangen. Als besonders hinderlich macht sich dabei die Tatsache bemerkbar, dass, was die Entstehungsgeschichte und den Bau einiger Bestandteile der karyokinetischen Figur betrifft, unsere Kenntnisse sich noch immer als sehr lückenhaft erweisen. Dies gilt vor allem für die Spindel. Eine Klärung der Frage nach der Entstehungsweise dieser Struktur verdiente aber insofern besonderes Interesse, als die Spindelbildung nach allem, was wir wissen, zeitlich und räumlich meist eng verknüpft mit der Umordnung der Chromosomen zur Äquatorialplatte erfolgt. Die Kenntnis des genauen Ablaufs der Spindelbildung ist daher für die Frage nach der Verursachung der prometaphasischen Chromosomenbewegungen nicht ohne Belang.

Im folgenden werden Beobachtungen an der ersten Reifungsspindel im Ei des Süßwasseroligochaeten *Tubifex rivulorum* LAM. (= *Tubifex tubifex* MÜLL.) mitgeteilt, die geeignet sind, einen Beitrag zur Kenntnis der Entstehungsgeschichte der Strukturelemente des sog. achromatischen Teilungsapparates der Zelle zu liefern.

II. Material und Methodik

Das Untersuchungsmaterial war in Würzburg und dessen näherer Umgebung aus mehreren schlammigen Bächen reichlich zu beschaffen. Die für die Untersuchung verwendeten Tiere wurden zum weitaus grössten Teil kurze Zeit nach dem Fang fixiert. Nur ein geringer Anteil des Materials stammte aus einer Laboratoriumszucht (Zuchtmethode nach PENNERS, 1922). Zur Fixierung diente hauptsächlich das von ZENKER angegebene Gemisch (ROMEIS, § 336, 1948). Die Nachbehandlung - Stückjodierung und Entjodung in Natriumthio-sulfatlösung am Schnittpräparat - wurde in der üblichen Weise vorgenommen (ROMEIS, §§ 327, 328, 1948). Die Jodierung unterblieb, wenn in der Folge die FEULGEN-Reaktion angestellt werden sollte. Nach dem Durchgang durch die Alkoholstufen und die Intermedien Methylbenzoat und Benzol wurde das Material - die Weiterbehandlung nach der Fixierung beschränkte sich auf die für die Untersuchung wichtigen vorderen etwa 25 bis 30 Segmente der Tiere - in Paraffin eingebettet. Zur Färbung der in der Regel 7,5 μ dicken Serienlängsschnitte dienten Haematoxylin (DELAFIELD)-Erythrosin, Toluidinblau¹ (0,02 %ige wässrige Lösung) und Methylgrün-Pyronin² nach UNNA-PAPPENHEIM (ROMEIS, § 723, 1948). Die Durchführung der FEULGEN-Reaktion geschah nach den Angaben von ROMEIS (§§ 1233 - 1240, 1948). Für die mit dem

¹ Toluidinblau, Schuchardt

² Methylgrün, Bayer

Pyronin "stand", Bayer

ZENKERSchen Gemisch fixierten Objekte betrug die Hydrolysedauer in n-HCl bei 60° C 5 Minuten. Die hydrolysierten Präparate kamen für 2 Stunden in das mit Pararosanilin¹ angesetzte SCHIFFsche Reagens. Nach Ausführung der Reaktion wurden die Präparate in 3 Portionen Schwefeldioxydwasser ausgewaschen. In den meisten Fällen erfolgte eine schwache Gegenfärbung der FEULGEN-Präparate mit Lichtgrün.

III. Befunde

1. Die Herausdifferenzierung der definitiven Eizellen

Während der Geschlechtsperiode enthält die paarige weibliche Gonade, die sich jederseits als meist traubenförmiger, in der Regel zusammenhängender Zellkomplex vom Dissepiment X/XI in die Leibeshöhle erstreckt, in Zonen angeordnet Keimzellen der verschiedensten Entwicklungsstadien. Dem Dissepiment am nächsten liegen Oogonien, im Anschluss daran junge Oocyten im Stadium der Synapsis, und schliesslich folgen im Wachstum begriffene Eizellen verschiedener Grösse. Dabei ist bemerkenswert, dass die an der Peripherie des Ovars gelegenen Oocyten den zentral gelegenen in der Entwicklung voraus sind. Während in einer ersten, nur kurz dauernden Wachstumsphase alle Oocyten gleichmässig heranwachsen, vollzieht sich in einer zweiten Phase der Wachstumsperiode die Herausdifferenzierung der definitiven Eizellen durch bevorzugtes gleichzeitiges Wachstum einzelner an der Peripherie des Ovars gelegener Oocyten. Wenn die Volumenzunahme dieser peripheren Eizellen ein gewisses Mass erreicht hat, lösen sie sich vom Ovar ab und gelangen in den Eisack. Eine Dotterbildung ist zu diesem Zeitpunkt noch nicht erkennbar. Diese beginnt erst nach der Loslösung der Oocyten vom Ovar mit dem Übertritt in den Eisack. Mit dem Abschluss der Dotterbildung am Ende der zweiten Phase der Wachstumsperiode treten die Eizellen noch vor der Ablage in die erste Reifeteilung ein.

¹ Pararosanilin acridinfrei "stand", Bayer

Dieser - hier nur kurz skizzierte - Verlauf der Eibildung bei Tubifex, auf den schon GATHY (1900) hingewiesen hat, wird auch von DIXON (1915) und LOEWENTHAL (1922) beschrieben.

2. Die Entstehung der ersten Reifungsspindel

Von den mannigfaltigen Veränderungen, die sich im Verlauf der Wachstumsperiode des Eies abspielen, verdienen in diesem Zusammenhang diejenigen einige Beachtung, die der Kern der heranwachsenden Oocyte durchläuft. Nach Ablauf der synaptischen Prozesse unterliegen die Chromosomen während des Eiwachstums einer so weitgehenden Auflockerung, dass die Färbung des Chromatins mit basischen Farbstoffen (Methylgrün-Pyronin; Toluidinblau) wie auch die FEULGEN-Reaktion stetig abnimmt, bis beide am mässig herangewachsenen Eikern schliesslich vollständig ausbleiben. Mit dem Verschwinden seiner Färbbarkeit geht das Chromatin in der sich im Laufe des Wachstums beträchtlich vermehrenden Kerngrundsubstanz unter, die sowohl bei Anwendung der FEULGEN-Reaktion als auch nach Methylgrün-Pyronin- und Toluidinblaufärbung farblos bleibt. Die beiden Kernbestandteile - Chromatin und Kerngrundsubstanz - sind daher im Kern älterer Oocyten weder morphologisch noch färberisch gegeneinander abzugrenzen. Unter den am Nukleolus des wachsenden Eikerns ablaufenden Veränderungen ist die mit Beginn der Wachstumsperiode einsetzende, progressive Vakuolisierung, die unter Austritt der Vakuolen aus dem Nukleolus schliesslich zu dessen Zerfall in bläschenartige Gebilde führt, wohl die auffälligste Erscheinung. Im Kern der Oocyten, die kurz vor dem Eintritt in die erste Reifeteilung stehen, finden sich nurmehr einige, in der Regel zwei oder drei, meist verschiedenen grosse Bläschen, die einen feingranulären Inhalt aufweisen (Abb. 1 a). Im Zusammenhang mit der Wand dieser Bläschen, die als Überbleibsel des Nukleolus aufzufassen sind, wird das im Verlauf des Eiwachstums in der Kerngrundsubstanz aufgegangene Chromatin wieder sichtbar (Abb. 1 a). Es erscheint

entweder als mehr oder weniger dichter, körniger Belag auf der Oberfläche der Bläschen, oder es sitzt diesen in Gestalt flacher Kappen so auf, dass man es für einen integralen Bestandteil dieser Bläschen, etwa für deren verdickte Membran halten könnte. Wenig später löst sich das Chromatin von der Oberfläche der "Nukleolenbläschen" ab. Es ballt sich dabei zu einer meist einheitlichen Masse zusammen, die Chromosomen als individuelle Strukturen nicht erkennen lässt (Karyosphäre, Abb. 1 a). Zur selben Zeit treten in engem Konnex mit der Kernmembran, die an diesen Stellen völlig intakt erscheint, die späteren Polstrahlungen, und zwar beide gleichzeitig, in Erscheinung (Abb. 1 a, b, c). Dabei ist besonders auffällig, dass an diesen Stellen unmittelbar unter der Kernmembran vorübergehend recht eigentümliche Gebilde zur Beobachtung kommen (Abb. 1 b und c). Deren Inhalt stimmt in struktureller und färberischer Hinsicht weitgehend mit der Substanz der der Kernmembran aufsitzenden Strahlungen überein. Vor allem lassen sich in einem solchen Gebilde feine Faserstrukturen nachweisen, die auf das Zentrum der ausserhalb des Kerns gelegenen Strahlung orientiert sind. Es kann demnach keinem Zweifel unterliegen, dass es sich bei diesen Gebilden bzw. deren Inhalt um einen wesentlichen Bestandteil der künftigen Polstrahlungen handelt.

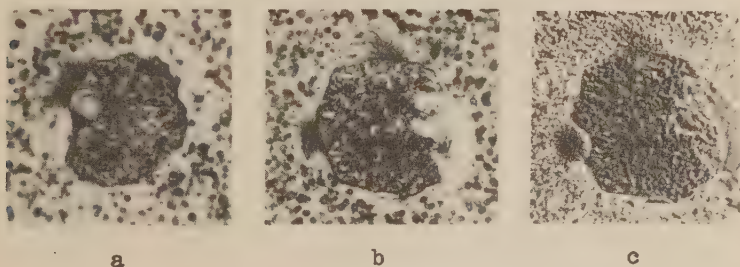


Abb. 1. Auftreten der Astrosphären

a Nukleolenbläschen und Karyosphäre. c Derselbe Eikern wie in b, aber im Phasenkontrast. - Zenker, Haematoxylin-Erythrosin; Vergr. von a und b 400fach, von c 450fach.

Die Darstellung der strukturellen Verhältnisse bei Anwendung des Phasenkontrastverfahrens zeigt dies besonders deutlich (Abb. 1 c). Der Inhalt eines solchen Gebildes erweist sich als ein noch in der Differenzierung stehender Strahlungssektor, der die der Kernmembran aufsitzende (Teil-) Strahlung zu einer vollständigen Astrosphäre ergänzt. (Wo das Gebilde sich mittels gewöhnlicher Optik kaum gegen den übrigen Kerninhalt abgrenzen lässt, tritt es bei Anwendung des Phasenkontrastverfahrens wesentlich deutlicher hervor. Vgl. Abb. 1 b mit Abb. 1 c. Die beiden Abbildungen sind allerdings bei zwei verschiedenen Einstellungen photographiert.) Das Zentrum der in der Ausbildung begriffenen Astrosphären liegt in unmittelbarer Nähe der Kernmembran; doch ist an dieser Stelle weder ein umschriebenes Centrosom noch eine granuläre Struktur in Gestalt eines Centriols nachweisbar. Die Kernmembran selbst wird allem Anschein nach an den Bildungsorten der Polstrahlungen in diese miteinbezogen. Durch eine neue Membran grenzt sich der Kern an diesen Stellen wieder deutlich vom Cytoplasma ab und bereitet so die Loslösung der Astrosphären vor (Abb. 1 c).¹ Diese gelangen nach vollzogener Ablösung, während im Kerninnern die Nukleolenbläschen in der Kerngrundsubstanz aufgegangen und aus der einheitlichen Chromatinmasse der Karyosphäre Chromosomen hervorgegangen sind, an zwei einander gegenüberliegende Stel-

¹ Für eine Vielzahl mitotischer und meiotischer Teilungen, bei denen Astrosphären in unmittelbarer Nachbarschaft des Kerns zur Entfaltung gelangen, wird berichtet, dass unter dem "Druck" der gegen den Kern vordringenden, aus Bestandteilen des Cytoplasma entstehenden Polstrahlen die Kernmembran eingedellt, eingebuchtet oder zerklüftet wird. Es liegt jedoch nahe anzunehmen, dass auch in diesen Fällen die Dellen oder Buchten des Kerns dadurch zustandekommen, dass unter dem Einfluss der in der Nähe der Kernmembran gelegenen Zentren ein Teil der Kerngrundsubstanz vom Kern abgegliedert und zum Aufbau der Astrosphären verwendet wird.

len des Eikerns. Nunmehr entsteht - offensichtlich in so rascher Folge, dass selbst in einem sehr reichhaltigen Material für eine genaue Analyse verwertbare Zwischenstadien kaum gefunden werden können - Hand in Hand mit der Anordnung der Chromosomen zur Äquatorialplatte und der Auflösung der Kernmembran aus der Kerngrundsubstanz zwischen den beiden Polen die demnach intranukleäre Spindel. Damit ist das Metaphasestadium der ersten Reifeteilung erreicht (Abb. 2). An den Polen der fertigen Teilungsfigur lassen sich zweierlei Differenzierungen unterscheiden: ein Zentrum von fast homogener Beschaffenheit, das Centrosom, und davon radiär ausgehende Polstrahlen, die in ihrer Gesamtheit die Astrosphäre ergeben. Im Centrosom selbst ist eine besondere granuläre Struktur im Sinne eines Centriols nicht nachweisbar.¹ Zwischen den beiden Polen erstreckt sich die eigentliche Spindel, deren zentraler Anteil allein die Chromosomen trägt, während die Fasern des peripheren Spindelbereiches keine Beziehung zu den Chromosomen besitzen und zuweilen weit weniger deutlich orientiert sind. In den engen Räumen zwischen den Spindelfasern findet sich eine sehr feinkörnige, in ihrer Anordnung dem Verlauf der Fasern folgende Interfibrillärschubstanz.

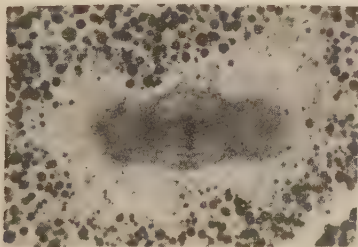


Abb. 2. Fertige erste Reifungsspindel
Zenker, Haematoxylin-Erythrosin; Vergr. 400fach

¹ Auch in den Centrosomen der Blastomeren von *Tubifex* konnten bei elektronenoptischen Untersuchungen (LEHMANN und MANCUSO, 1957) bislang keine Centriolen aufgefunden werden.

In manchen Fällen verläuft die Ausbildung des achromatischen Teilungsapparates abweichend von der eben geschilderten Weise. Die Reihenfolge der Entstehung seiner Bestandteile wird geradezu umgekehrt. Die morphologische Differenzierung der Spindelpole in Centrosom und Astrosphäre tritt erst dann in Erscheinung, wenn die Faserstruktur der Spindel in der Nachbarschaft der Chromosomen schon deutlich erkennbar und die Kernmembran wenigstens teilweise aufgelöst ist. Die Abb. 3 a, b und c geben diese Art der Entstehung der Teilungsfigur wieder. Auf Abb. 3 a liegen im Zentrum des Kerns in einem ovalen Kerngrundsubstanzbereich, der sich durch sein feingranuläres, fast homogenes Aussehen vom übrigen, grobkörnigen Kerninhalt abhebt, die schon zur

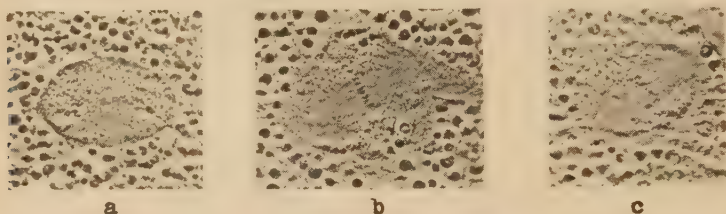


Abb. 3. Bildung der Spindel

a Intranukleäre Spindelanlage. b und c Fortschreitende Differenzierung der Spindel und ihrer Pole.

Zenker, Feulgen-Lichtgrün; Phasenkontrast; Vergr. 450fach

Äquatorialplatte angeordneten Chromosomen. Faserige Spindelstrukturen sind ebenso wenig nachweisbar wie Centrosomen oder Astrosphären. Ein etwas weiter vorgeschrittenes Stadium (Abb. 3 b) zeigt wieder die Äquatorialplatte, aber deren Umgebung weist nunmehr eine faserige Struktur auf; die Spindelfasern - es handelt sich offensichtlich um jene, die an den Chromosomen inserieren - verlaufen parallel. Zwar sind auch zu diesem Zeitpunkt weder morphologisch wohldefinierte Centrosomen noch Polstrahlungen sichtbar, doch haben die künftigen Spindelpolbereiche bereits eine gewisse strukturelle Veränderung erfahren. Die Kernmembran ist aufgelöst; ein Teil des Kerninhalts hat sich mit dem benachbarten Cyto-

plasma und dessen Einschlüssen vermischt. Auf Abb. 3 c sind an den Polen der Spindel, die nunmehr annähernd typische Gestalt besitzt, Centrosomen als etwa sphärische Gebilde abgrenzbar. Voll entwickelte Polstrahlungen sind noch immer nicht zu erkennen. Die Spindel selbst ist in den der Äquatorialplatte benachbarten Abschnitten faserig strukturiert, in den Polbereichen weist sie hingegen - wie die Centrosomen, mit denen sie in engem morphologischem Zusammenhang steht - ein fast homogenes Aussehen auf. Die Feststellung, dass die Kernkonturen in diesem Falle noch deutlich erhalten sind, lässt den Schluss berechtigt erscheinen, dass Spindel und Centrosomen sich im Kernbereich entwickelt haben. Mit dem Auftreten der Polstrahlungen gewinnt die Teilungsfigur schliesslich ein der Abb. 2 entsprechendes Aussehen; nur sind ihre Abmessungen wesentlich kleinere.

Der weitere Ablauf der ersten Reifeteilung erfährt durch die Eiablage eine Unterbrechung. Die Ana- und Telophase dieser Teilung werden wie die Phasen der zweiten Reifeteilung erst nach der Ablage im Kokon durchgeführt (GATHY, 1900; PENNERS, 1922; LEHMANN, 1948). Die Eizellen eines Geleges entwickeln sich bis auf geringfügige Differenzen - welche die Festlegung der Aufeinanderfolge der einzelnen Entwicklungsstadien wesentlich erleichtern - vor und nach der Ablage synchron.

Die Zahl der Chromosomen bei *Tubifex rivulorum* wird für die Metaphase der ersten Reifeteilung mit etwa 110 (GATHY, 1900), mit rund 24 (DIXON, 1915) und mit annähernd 76 (CERNOSVITOV, 1927) angegeben.¹ Während die Unsicherheit dieser Angaben sich aus den Schwierigkeiten erklärt, die einer genauen morphologischen Analyse der zahlreichen kleinen Chromosomen dieses Objekts vor allem am Schnittpräparat entgegenstehen, sind die beträchtlichen Zahlenunterschiede nicht ohne weiteres verständlich. Hier könnten umfangreiche syste-

¹ In den Tabellen von HARVEY (1916), BRESSLAU-HARNISCH (1927), McCLUNG (1940) und MAKINO (1951) ist lediglich die von GATHY (1900) ermittelte Zahl aufgeführt.

matische Untersuchungen, wie sie MULDAL (1952) an Lumbriciden, CHRISTENSEN und NIELSEN (1955) und CHRISTENSEN und O'CONNOR (1958) an Enchytraeiden vorgenommen haben, zur Klärung beitragen. Diese Autoren stellten für eine Reihe von Vertretern der beiden, den Tubificiden nahe verwandten Familien Polyploidie gekoppelt mit parthenogenetischer Fortpflanzung fest. Die oben angeführten Chromosomenzahlen weisen darauf hin, dass auch bei *Tubifex* mit dem Vorkommen von Polyploidie zu rechnen ist. Des weiteren lässt die Beobachtung, dass die Zahl der Chromosomen in den beiden Reifeteilungen und der ersten Furchungsteilung jeweils die gleiche ist (GATHY, 1900; CERNOSVITOV, 1927), vermuten, dass parthenogenetische Entwicklung stattfindet. Bei der Aufzucht isolierter Individuen erhaltene Ergebnisse (CERNOSVITOV, 1927, für *Tubifex*; GAVRILOV, 1931, für die Gattung *Limnodrilus*) sprechen ebenfalls für diese Annahme, obschon die Möglichkeit der Selbstbefruchtung nicht völlig ausgeschlossen werden kann.

Vielleicht besteht bei *Tubifex* zwischen dem möglichen Auftreten von Polyploidie und Parthenogenese und der Bildungsweise und Grössenabmessung des achromatischen Apparates der Reifeteilung ein gewisser Zusammenhang. Allerdings dürften bei der Differenzierung des Teilungsapparates auch exogene Faktoren - Temperatur und Sauerstoffgehalt des Wassers, Jahreszeit und Standort - eine nicht unwesentliche Rolle spielen; dies umso mehr als *Tubifex* fast das ganze Jahr reife Geschlechtsprodukte liefert. Nach unseren Beobachtungen, die mit denen von DITLEVSEN (1904) übereinstimmen, dauert die Geschlechtsperiode im Freien von November/Dezember des einen bis August/September des nächsten Jahres.

IV. Diskussion

An der fertigen Metaphasespindel lassen sich zweierlei faserige Strukturelemente unterscheiden: 1. Fasern, welche sich zwischen den beiden Polen der Spindel erstrecken (Zentral

fasern, continuous fibres, general spindle fibres), und 2. Fasern, welche die Verbindung der Chromosomen mit den Polen bewirken (Mantelfasern, Zugfasern, Halbspindelfasern, chromosomal fibres). Strukturelemente der ersten Art sollen in der Folge Polspindelfasern¹ genannt und damit zum Ausdruck gebracht werden, dass sie, ohne mit den Chromosomen in direkte Beziehung zu treten, von einem Pol der Teilungsfigur zum andern verlaufen, gleichgültig, ob sie im Zentrum (Zentralfasern) oder an der Peripherie der Spindel ("Mantelfasern"!) gelegen sind. Fasern der zweiten Art werden im Anschluss an SCHRADER (1949, 1954) als Chromosomenspindelfasern¹ bezeichnet.

Die Bildung der Polspindelfasern kann, was den im mikroskopischen Bereich erfassbaren Ablauf dieser Prozesse betrifft, als weitgehend geklärt gelten. Von jedem der beiden Spindelpole ausgehend schreitet die Differenzierung dieser Fasern solange äquatorwärts fort, bis sie sich schliesslich miteinander vereinigen. Die Pole oder Zentren der Teilungsfigur müssen demnach als zur Faserbildung befähigt betrachtet werden. Jene Mitosen, bei denen im Anschluss an die Teilung des Cytozentrum eine typische Zentralspindel zur Ausbildung gelangt, demonstrieren diesen Sachverhalt. In diesem Zusammenhang sei vor allem auf die Untersuchungen CLEVELANDs (1953, 1954) an dem Flagellaten *Barbulanympha* hingewiesen. Bei diesem ausserordentlich günstigen Objekt liess sich die Bildung der Polspindelfasern in Gestalt einer Zentralspindel mit Hilfe des Phasenkontrastverfahrens im Leben verfolgen.

Über Entstehungsweise, Struktur und Verlauf der Chromosomenspindelfasern herrscht weit weniger Klarheit. Im

¹ Diese Bezeichnungsweise trägt nicht nur den topographischen, sondern auch den morphogenetischen Gegebenheiten Rechnung (siehe unten). Auf die verwirrende Mannigfaltigkeit der Terminologie des achromatischen Apparates, insonderheit der an den Polen der Spindel gelegenen Differenzierungen (Cytozentren), kann in diesem Zusammenhang nicht näher eingegangen werden.

wesentlichen bestehen zwei Auffassungen (vgl. SCHRADER, 1949, 1954). Nach der einen stellt die Chromosomenspindelfaser die direkte Verbindung des Chromosoms mit dem Pol her (Abb. 4 a; CAROTHERS, 1936; RIS, 1949; u. a.); nach der andern ist das Chromosom nur indirekt über die Vermittlung einer durchlaufenden Polspindelfaser mit dem Pol verbunden: die Chromosomenspindelfaser besteht lediglich aus einem Tropfen einer zähen, vom Chromosom an der Insertionsstelle abgesonderten Flüssigkeit, der sich ein Stück weit einer als Leitfaser funktierenden Polspindelfaser anlegt (Abb. 4 b; BELAR, 1929). Die Bildung der Chromosomenspindelfaser ist nach dieser Auffassung eindeutig eine Leistung des Chromosoms. Im Falle der Verbindung vom direkten Typ (Abb. 4 a) könnte die Entstehung der Faser hingegen vom Chromosom, vom Pol oder auch von beiden ihren Ausgang nehmen.

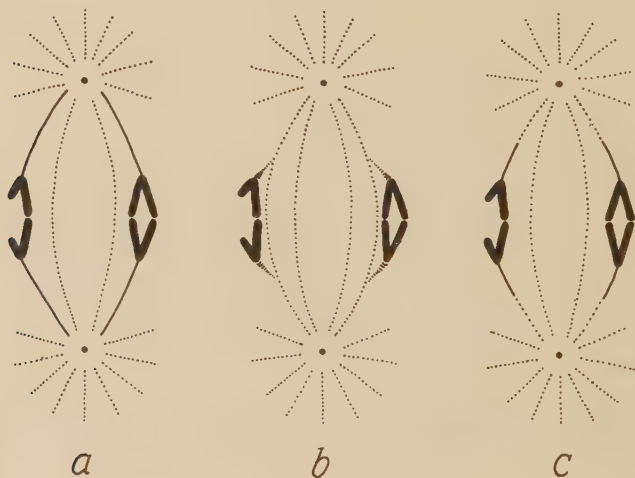


Abb. 4. Schematische Darstellung der Verbindungsmöglichkeiten zwischen Chromosom und Pol. a und b im Anschluss an SCHRADER (1949, 1954).

Aus den Befunden an der ersten Reifungsspindel im Ei von Tubifex ergibt sich ohne Zweifel, dass die Chromosomen an der Ausbildung ihres Verteilungsapparates nicht unbeteiligt sind. Sowohl die Differenzierung des prospektiven Spindelmaterials aus der Kerngrundsubstanz (Abb. 3 a) als auch dessen Umwandlung in faserige Strukturelemente (Abb. 3 b) erfolgt offensichtlich unter ihrer Einwirkung. Die Bildung der Chromosomenspindelfasern geht von den Chromosomen aus. Doch macht sich, obschon zu diesem Zeitpunkt morphologisch wohldefinierte Cytozentren noch nicht entwickelt sind, bereits ein Einfluss der Spindelpole geltend. Die Aktivität der Pole manifestiert sich in der schon vollzogenen Äquatorialeinstellung der Chromosomen und dem gerichteten, parallelen Verlauf ihrer in der Bildung begriffenen Fasern. Deren polare Abschnitte treten erst mit dem Fortschreiten der morphologischen Differenzierung der Spindelpole in Centrosom und Polstrahlung in Erscheinung. Die deutlich ausgeprägten, von den Chromosomen ausgehenden Faserstrukturen werden durch die unter der Wirkung der Pole entstehenden, weniger distinkten Polstrahlen zu Chromosomenspindelfasern ergänzt. Diese Aufeinanderfolge der einzelnen Stadien der Spindelbildung führt zwangsläufig zu der Auffassung, dass die Chromosomenspindelfaser als das "Resultat der Interaktion zwischen Chromosom und Pol" (SCHRADER, 1949, 1954) zu betrachten ist. Die Chromosomenspindelfaser besteht aus einem unter dem Einfluss des Chromosoms entstandenen äquatorialen und einem polaren Abschnitt, der seine Entstehung der Wirkung des Pols verdankt; sie stellt eine direkte Verbindung zwischen Chromosom und Pol her (Abb. 4 c). Die Beobachtung, dass die Chromosomenspindelfasern im äquatorialen Bereich in Erscheinung treten, noch ehe Polspindelfasern zur Ausbildung gelangt sind, macht die Existenz einer Struktur im Sinne BELARS (1929) wenig wahrscheinlich. Die Möglichkeit einer substantiellen Beteiligung des Chromosoms am Aufbau seiner Faser (CAROTHERS, 1936; WADA, 1950; SWANN, 1952) wird dadurch nicht ausgeschlossen.

Ähnliche Verhältnisse wie die für *Tubifex* geschilderten liegen nach Befunden VEJDOVSKYs (1907) bei der Bildung der ersten Reifungsspindel im Ei von *Fridericia* (Enchytraeidae) und *Rhynchelmis* (Lumbriculidae) vor. Auch hier bestehen die Chromosomenspindelfasern aus zwei Abschnitten, die sich vom Pol bzw. Chromosom her entwickeln (Abb. 5).

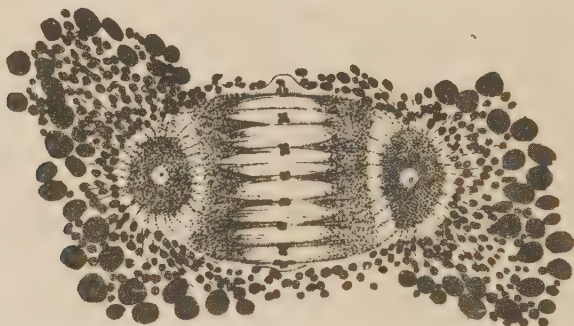


Abb. 5. Erste Reifungsspindel im Ei von *Fridericia hegemon* Vejd., aus VEJDOVSKY (1907), Tafel VI, Fig. 107.

VEJDOVSKY geht jedoch auf die in Anbetracht der wiedergegebenen Abbildung naheliegende Frage der Mitbeteiligung der Chromosomen am Aufbau dieser Fasern nicht ein, obschon er betont, dass die sog. Zugfasern (=Chromosomenspindelfasern) erst dadurch entstehen, dass "Centroplasmastrahlen" sich sekundär mit "Kernfasern" in Verbindung setzen. Auf den gleichen Bildungsmodus dieser Strukturelemente der Spindel lassen auch zeichnerische Darstellungen des Teilungsapparates der Furchungszellen von *Rhynchelmis* (VEJDOVSKY und MRAZEK, 1903) und *Tubifex* (PENNERS, 1922) schliessen (Abb. 6 a und b). Diese Morphogenese trifft indessen nicht nur für die Spindeln der genannten Oligochaeten zu.

Die Entstehungsgeschichte der Chromosomenspindelfasern spiegelt sich vielmehr in einer ganzen Reihe von Kernteilungsfiguren der verschiedensten Arten wider. Die Abb. 7 und 8 geben nur zwei Beispiele. Bei der Betrachtung sol-

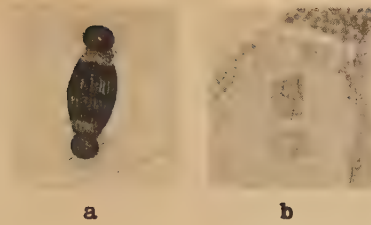


Abb. 6. Teilungsfiguren der Furchungszellen von *Rhynchelmis limosella* (a) und *Tubifex rivulorum* (b).
a aus VEJDOVSKY und MRAZEK (1903), Tafel XXIV, Fig. 62
b aus PENNERS (1922), Tafel XI, Fig. 16

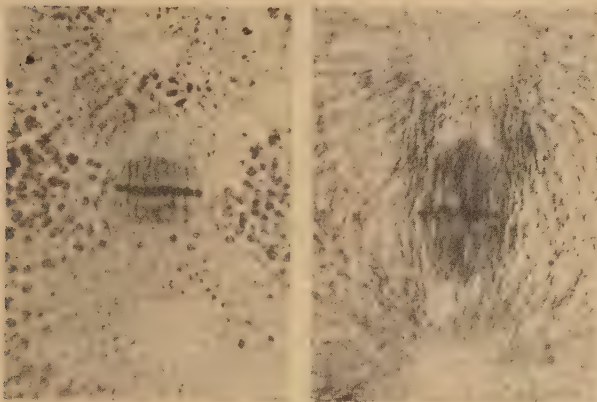


Abb. 7

Abb. 8

Abb. 7. Metaphase der ersten Furchungsteilung von *Artemia salina*, aus GROSS (1936), Tafel I, Fig. 8

Abb. 8. Metaphase einer Furchungszelle von *Coregonus lavaretus*, aus MONTI (1933), Tafel XI, Fig. 21

cher Bilder entsteht der Eindruck, als würde eine Tönnchenspindel - wie sie in den Reifeteilungen der Eizellen vieler Metazoen und den Kernteilungen der Kormophyten in Erscheinung tritt - erst sekundär mit der Differenzierung deutlich erkennbarer Polstrukturen, vor allem von Polstrahlen, zum Amphiaster ergänzt. In der Tat kommen bei ein und demselben Objekt (Reifeteilung von *Ascaris megalocephala*; FÜRST, 1898; MOSZKOWSKI, 1901) Tönnchenspindeln ohne und solche mit Polstrahlungen vikariierend vor. Selbst bei Kormophyten treten unter experimentellen Bedingungen amphiasterähnliche Teilungsfiguren auf (KOOPMANS, 1958). Die Zusammensetzung der Spindel vieler Teilungsapparate aus insgesamt drei, mehr oder weniger deutlich gegeneinander abgrenzbaren Abschnitten, einer "Kerntonne" und zwei ihr aufgesetzten "Polkegeln", ist seit langem bekannt (PLATNER, 1886; 1889; u. a.). Häufig erscheinen die Spindelfasern in der Nachbarschaft der Chromosomen dicker und schärfer konturiert als in den Polbereichen (SCHRADER, 1934; GROSS, 1936; u. a.). Zuweilen verhalten sich die beiden Anteile dieser Strukturelemente der Spindel auch färberisch verschieden (CAROTHERS, 1936; v. DEHN, 1950; KUPKA und SEELICH, 1950). Unter der Annahme, die äquatorialen Abschnitte der Chromosomenspindelfasern ("Kerntonne") verdankten ihre Entstehung der unter dem Einfluss der Chromosomen umstrukturierten Kerngrundsubstanz, die weniger distinkten, häufig im Bereich des Cytoplasma entstandenen, polaren Abschnitte ("Polkegel") aber der Aktivität der Pole, liessen sich diese Befunde zwanglos einem einheitlichen Gesichtspunkt unterordnen. Ein solches Vorgehen erscheint umso mehr berechtigt, als an der Fähigkeit der Pole Spindelfasern zu bilden, kein Zweifel besteht und für eine - aus theoretischen Gründen schon länger angenommene - ebensolche Fähigkeit der Chromsomen (bzw. Centromeren) einige deutliche Hinweise vorliegen (HUGHES-SCHRADER, 1924, 1931, 1942; PEASE, 1946; v. DEHN, 1950; SWANN, 1951; INOUE, 1953; BAJER, 1958; u. a.).

Zudem steht eine Reihe experimenteller Befunde in guter Übereinstimmung mit der Auffassung, bei der Chromoso-

menspindelfaser handle es sich auf Grund ihrer Entstehungsweise um eine zusammengesetzte Struktur. Untersuchungen über die stoffliche Beeinflussbarkeit des Teilungsapparates der Ei- und Furchungszellen von Tubifex verdienen in diesem Zusammenhang besondere Beachtung. Die Bestandteile dieser Teilungsfiguren sind gegen gewisse Antimitotika (Stilboestrol, Benzo-, Naphtho- und Phenanthrenchinon) unterschiedlich empfindlich. Während Naphthochinon (HUBER, 1947; RÖTHELI, 1951) in erster Linie die polaren Anteile des achromatischen Teilungsapparates schädigt, bewirkt Stilboestrol (LÜSCHER, 1945) eine Schädigung vor allem der äquatorialen Spindelfaserabschnitte. Für Phenanthrenchinon (HUBER, 1947; RÖTHELI, 1949, 1951) ist charakteristisch, dass unter seinem Einfluss der Teilungsapparat in einen tönnchenförmigen Spindelrest und zwei Polstrahlungen zerfällt; mit Benzochinon (LEHMANN, 1945) lässt sich die gleiche Wirkung erzielen. Die letztgenannten Befunde legen die Vermutung nahe, dass zwischen äquatorialem und polarem Anteil der Chromosomenspindelfasern kein besonders enger morphologischer Zusammenhang besteht. In die gleiche Richtung weisen bei Zentrifugierungsversuchen erhaltene Ergebnisse (v. PARSEVAL, 1922, für Tubifex; SCHRADER, 1934, für Cyclops). Unter der Wirkung der Zentrifugalkraft kommt es, in Abhängigkeit von der Lage des Teilungsapparates, zu einem Abknicken der Chromosomenspindelfasern auf "halbem" Wege zwischen Chromosom und Pol. Offenbar besteht an der Nahtstelle zwischen den beiden Anteilen der Chromosomenspindelfaser ein locus minoris resistentiae, ähnlich demjenigen, der sich für die im Spindeläquator gelegene Kittstelle der Polspindelfaser aus den Entquellungsversuchen BELARS (1929) an Stenobothrus und Tradescantia ergibt. Auch am Teilungsapparat der Spermatocyten gewisser Hemipteren angestellte Versuche (HALKKA, 1956) erweisen eine - ihrem Wesen nach unbekannte - Verschiedenheit der beiden Spindelfaserabschnitte. Während an der fertig ausgebildeten Teilungsfigur die polaren Anteile der Spindel gegen Colchicin oder Kälte deutlich empfindlicher sind als die äquatorialen, reagiert der noch im

Entstehen begriffene Spindelapparat unter der Einwirkung von Kälte gerade entgegengesetzt. Im Hinblick auf dieses Verhalten unterscheidet HALKKA einen chromosomalen und einen astralen Faserabschnitt der Spindel. Morphogenetische Erwägungen liegen dieser Bezeichnungsweise jedoch nicht zugrunde.¹ HALKKA vertritt wie viele andere Autoren die Ansicht, die Bildung der Chromosomenspindelfasern gehe von den Polen aus und schreite in Richtung auf den Äquator fort. Demgegenüber zeigen unsere Beobachtungen, dass es sich bei der Bildung der polaren und äquatorialen Abschnitte dieser Fasern um getrennte Vorgänge handelt. Eilt der eine Prozess dem andern voraus, tritt die Selbständigkeit der Pole und der Chromosomen als Bildungsherde faseriger Strukturelemente der Spindel deutlich zutage (Abb. 9). Einmal scheinen die Pole, das andere Mal die Chromosomen die vorherrschende Rolle im Teilungsgeschehen zu spielen. Für die Klärung der Frage nach der Verursachung der prometaphasischen Bewegungen der Chromosomen, besonders der Einordnung der Chromosomen in die Äquatorialplatte, ist dieses Verhalten nicht ohne Belang. In einem Falle erfolgt die Äquatorialeinstellung Hand in Hand mit der vom Pol her beginnenden Differenzierung der Spindelfasern. Es hat den Anschein, als würden die Chromosomen durch vom Pol auswachsende Fasern in den Äquator geschoben. Im anderen Falle geht die Einwanderung der Chromosomen in die Äquatorialplatte ohne Mithilfe sichtbarer Faserstrukturen vor sich. Die Differenzierung des gesamten Teilungsapparates erfolgt erst dann, wenn die Äquatorialeinstellung der Chromosomen schon erreicht ist. Während die Mitbeteiligung der Chromosomen am Aufbau des Spindelapparates und ihre aktive Rolle bei der Bildung der Äquatorialplatte im ersten Falle so gut wie gar nicht offenbar wird, tritt dieses Verhalten im zweiten umso deutlicher in Erscheinung.

¹ Um der Entscheidung der Frage nach der möglichen substantiellen Beteiligung der Chromosomen am Aufbau ihrer Spindelfasern nicht vorzugreifen, werden in der vorliegenden Arbeit ausschliesslich die rein topographischen Begriffe "äquatorial" und "polar" gebraucht.

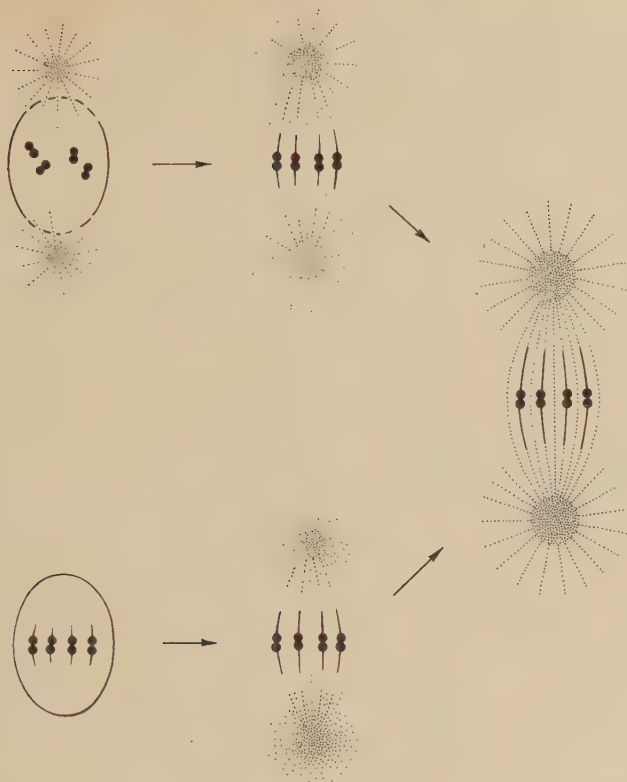


Abb. 9. Schematische Darstellung der Entstehungsweisen des achromatischen Teilungsapparates im reifenden Ei von Tubifex. - Centrosomen, Polstrahlen, polare Abschnitte der Chromosomenspindelfasern, und Polspindelfasern punktiert, äquatoriale Abschnitte der Chromosomenspindelfasern ausgezogen gezeichnet. Die mögliche intranukleäre Lage des Teilungsapparates (vgl. Abb. 3c, siehe auch GATHY (1900), Tafel I, Abb. 11) und dessen unterschiedliche Grösse (vgl. Abb. 2 mit Abb. 3c) ist im Schema unberücksichtigt geblieben. -

V. Zusammenfassung

1. Die Entstehung der Strukturelemente des sog. achromatischen Teilungsapparates der Zelle, vor allem der Chromosomenspindelfasern, wird an der ersten Reifungsspindel im Ei des Süßwasseroligochaeten *Tubifex rivulorum* LAM. untersucht.

2. Die Chromosomenspindelfaser erweist sich als eine zusammengesetzte Struktur: sie besteht aus einem unter dem Einfluss des Chromosoms gebildeten äquatorialen und einem polaren Abschnitt, der seine Entstehung der Wirkung des Pols verdankt; sie vermittelt eine direkte Verbindung zwischen Chromosom und Pol.

3. Der Bildungsweise der Chromosomenspindelfasern entspricht ihr Verhalten unter experimentellen Bedingungen: das Abknicken auf halbem Wege zwischen Chromosom und Pol bei Zentrifugierungsversuchen (SCHRADER) wie die unterschiedliche Anfälligkeit der beiden Faserabschnitte gegen gewisse Antimitotika (HALKKA, HUBER, LEHMANN, LÜSCHER, RÖTHELI).

4. Wie am Aufbau des Spindelapparates sind die Chromosomen auch an der Bildung der Äquatorialplatte aktiv beteiligt.

5. Auf die Möglichkeit des Vorkommens von Polyploidie und Parthenogenese bei den Tubificiden wird hingewiesen.

VI. Literaturverzeichnis

1. Zusammenfassende Darstellungen

BELAR, K. :

Der Formwechsel der Protistenkerne. Eine vergleichend-morphologische Studie.

Gustav Fischer, Jena (1926)

BELAR, K. :

Die cytologischen Grundlagen der Vererbung.

Handb. d. Vererbungswiss. , Band I/B

Gebrüder Borntraeger, Berlin (1928)

BRESSLAU-HARNISCH, E. :

Tierische Chromosomen-Zahlen.

Tabulae biol., Berlin 4, 83 - 113 (1927)

GEITLER, L. :

Grundriss der Cytologie.

Gebrüder Borntraeger, Berlin (1934)

HARTMANN, M. :

Allgemeine Biologie.

4. Aufl., Gustav Fischer, Stuttgart (1953)

HARVEY, E. B. :

A review of the chromosome numbers in the Metazoa.

Part I .

J. Morph. 28, 1 - 63 (1916)

HUGHES, A. :

The mitotic cycle. The cytoplasm and nucleus during interphase and mitosis.

Butterworths Scientific Publications, London (1952)

KÜHN, A. :

Vorlesungen über Entwicklungsphysiologie.

Springer, Berlin-Göttingen-Heidelberg (1955)

KÜSTER, E. :

Die Pflanzenzelle.

3. Aufl., Gustav Fischer, Jena (1956)

MAKINO, S. :

An atlas of the chromosome numbers in animals.

2nd ed., Iowa State College Press, Ames, Iowa (1951)

McCLUNG, C. E. :

Chromosome numbers in animals.

Tabulae biol., Den Haag 18, 1 - 60 (1940)

ROMEIS, B. :

Mikroskopische Technik.

15. Aufl., Leibniz, München (1948)

SCHRADER, F. :

Mitosis. The movements of chromosomes in cell division.

Columbia University Press, New York (1949)

SCHRADER, F. :

Mitose. Die Bewegung der Chromosomen bei der Zellteilung.
Deuticke, Wien (1954)

TISCHLER, G. :

Allgemeine Pflanzenkaryologie.

II. Hälfte: Kernteilung und Kernverschmelzung.

Handb. d. Pflanzenanatomie, I. Abt., 1. Teil, II. Band
2. Aufl., Naturwiss. Verlag, vorm. Gebr. Borntraeger,
Berlin-Nikolassee (1951)

WASSERMANN, F. :

Wachstum und Vermehrung der lebendigen Masse.

Handb. d. mikrosk. Anat. d. Menschen, Band I, 2. Teil
Springer, Berlin (1929)

WILSON, E. B. :

The cell in development and heredity.

3rd ed., Mac Millan Company, New York (1925)

2. Originalarbeiten

BAJER, A. :

Ciné-micrographic studies on mitosis in endosperm.

IV. The mitotic contraction stage.

Exper. Cell Research 14, 245 - 256 (1958)

BELAR, K. :

Beiträge zur Kausalanalyse der Mitose. II. Untersuchungen an den Spermatocyten von Chorthippus (Stenobothrus) lineatus PANZ.

Roux' Arch. Entw.mech. 118, 359 - 484 (1929)

CAROTHERS, E. E. :

Components of the mitotic spindle with especial reference to the chromosomal and interzonal fibers in the Acrididae.

Biol. Bull. 71, 469 - 491 (1936)

CERNOSVITOV, L. :

Die Selbstbefruchtung bei den Oligochaeten.

Biol. Zbl. 47, 587 - 595 (1927)

CHRISTENSEN, B., and C. O. NIELSEN :

Studies on Enchytraeidae. IV. Preliminary report on chromosome numbers of 7 Danish genera.

Chromosoma 7, 460 - 468 (1955)

CHRISTENSEN, B., and F. B. O'CONNOR :

Pseudofertilization in the genus *Lumbricillus* (Enchytraeidae).

Nature 181, 1085 - 1086 (1958)

CLEVELAND, L. R. :

Studies on chromosomes and nuclear division.

Transact. Amer. Philos. Soc. N.S. 43, 809 - 869 (1953)

CLEVELAND, L. R. :

Hormone-induced sexual cycles of flagellates.

XII. Meiosis in *Barbulanympha* following fertilization, autogamy, and endomitosis.

J. Morph. 95, 557 - 619 (1954)

DEHN, M. v. :

Experimentelle Untersuchungen über den Generationswechsel der Cladoceren.

Chromosoma 3, 167 - 194 (1950)

DITLEVSEN, A. :

Studien an Oligochaeten.

Zschr. wiss. Zool. 77, 398 - 480 (1904)

DIXON, G. C. :

Tubifex.

L.M.B.C. Memoirs XXIII, London (1915)

FÜRST, E. :

Über Centrosomen bei *Ascaris megalocephala*.

Arch. mikrosk. Anat. 52, 97 - 133 (1898)

GATHY, E. :

Contribution à l'étude du développement de l'oeuf et de la fécondation chez les Annélides (*Tubifex rivulorum* LAM. et *Clepsine complanata* SAV.).

Cellule 17, 7 - 62 (1900)

GAVRILOV, K. :

Selbstbefruchtung bei *Limnodrilus*.

Biol. Zbl. 51, 199 - 206 (1931)

GROSS, F. :

Die Reifungs- und Furchungsteilungen von *Artemia salina* im Zusammenhang mit dem Problem des Kernteilungsmechanismus.

Zschr. Zellforsch. 23, 522 - 565 (1936)

HALKKA, O. :

Studies on mitotic and meiotic cell division in certain Hemiptera under normal and experimental conditions.
Ann. Acad. Scient. Fennicae Ser. A, IV/32, 1 - 80 (1956)

HUBER, W. :

Über die antimitotische Wirkung von Naphthochinon und Phenanthrenchinon auf die Furchung von Tubifex.

Rev. suisse Zool. 54, 61 - 154 (1947)

HUGHES-SCHRADER, S. :

Reproduction in *Acroschismus wheeleri* PIERCE.

J. Morph. 39, 157 - 205 (1924)

HUGHES-SCHRADER, S. :

A study of the chromosome cycle and the meiotic division-figure in *Llaveia bouvari* - a primitive coccid.

Zschr. Zellforsch. 13, 742 - 769 (1931)

HUGHES-SCHRADER, S. :

The chromosomes of *Nautococcus schraderae* VAYS. and the meiotic division-figure of male *llaveiine* coccids.

J. Morph. 70, 261 - 299 (1942)

INOUE, S. :

Polarization optical studies of the mitotic spindle.

I. The demonstration of spindle fibers in living cells.

Chromosoma 5, 487 - 500 (1953)

KOOPMANS, A. :

Die Persistenz der Chromosomenspindelfaser.

Naturwiss. 45, 66 - 67 (1958)

KUPKA, E. und F. Seelich :

Die anaphasische Chromosomenbewegung. Ein Beitrag zur Theorie der Mitose.

Chromosoma 3, 302 - 327 (1950).

LEHMANN, F. E. :

Der Auf- und Abbau des Mitoseapparates beim Tubifex-Ei und seine stoffliche Beeinflussbarkeit.

Rev. suisse Zool. 52, 342 - 348 (1945)

LEHMANN, F. E. :

Zur Entwicklungsphysiologie der Polplasmen des Eies von Tubifex.

Rev. suisse Zool. 55, 1 - 43 (1948)

LEHMANN, F. E., and V. MANCUSO :

Improved fixative for astral rays and nuclear membrane of *Tubifex* embryos.

Exper. Cell Research 13, 161 - 164 (1957)

LOEWENTHAL, H. :

Die Oogenese von *Tubifex tubifex* (MÜLL.). (Zur Kritik der "Kernverschmelzung" Oschmanns.).

Arch. Zellforsch. 16, 231 - 237 (1922)

LÜSCHER, M. :

Vergleich der Stilboestrol- und der Colchicineinwirkung auf die Mitose des *Tubifex*-Eies.

Rev. suisse Zool. 52, 349 - 354 (1945)

MONTI, R. :

La genetica dei Coregoni italiani e la loro variabilità in relazione coll' ambiente.

Arch. Zool. ital. 18, 157 - 202 (1933)

MOSZKOWSKI, M. :

Zur Richtungskörperbildung von *Ascaris megalocephala*.

Arch. mikrosk. Anat. 59, 388 - 401 (1901)

MULDAL, S. :

The chromosomes of the earthworms. I. The evolution of polyploidy.

Heredity 6, 55 - 76 (1952)

PARSEVAL, M. v. :

Die Entwicklung zentrifugierter Eier von *Tubifex rivulorum* LAM.

Roux' Arch. Entw.mech. 50, 468 - 497 (1922)

PEASE, D. C. :

Hydrostatic pressure effects upon the spindle figure and chromosome movement. II. Experiments on the meiotic divisions of *Tradescantia* pollen mother cells.

Biol. Bull. 91, 145 - 169 (1946)

PENNNERS, A. :

Die Furchung von *Tubifex rivulorum* LAM.

Zool. Jahrb., Abt. Anat. Ontog. Tiere 43, 323 - 368 (1922)

PLATNER, G. :

Die Karyokinese bei den Lepidopteren als Grundlage

für eine Theorie der Zellteilung.

Internat. Monatsschr. Anat. Histol. 3, 341 - 398 (1886)

PLATNER, G. :

Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Theilung.

VI. Die Bildung der ersten Richtungsspindel im Ei von Aulastomum gulo.

Arch. mikrosk. Anat. 33, 204 - 213 (1889)

RIS, H. :

The anaphase movement of chromosomes in the spermatocytes of the grasshopper.

Biol. Bull. 96, 90 - 106 (1949)

RÖTHELI, A. :

Auflösung und Neubildung der Meiosespindel von Tubifex nach chemischer Behandlung.

Rev. suisse Zool. 56, 322 - 326 (1949)

RÖTHELI, A. :

Chemische Beeinflussung plasmatischer Vorgänge bei der Meiose des Tubifex-Eies.

Zschr. Zellforsch. 35, 62 - 109 (1951)

SCHRADER, F. :

On the reality of spindle fibers.

Biol. Bull. 67, 519 - 533 (1934)

SWANN, M. M. :

Protoplasmic structure and mitosis. I. The birefringence of the metaphase spindle and asters of the living sea-urchin egg.

J. Exper. Biol. 28, 417 - 433 (1951)

SWANN, M. M. :

Structural agents in mitosis.

Internat. Rev. Cytol. 1, 195 - 210 (1952)

VEJDOVSKY, F. :

Neue Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung.

Verlag d. Königl. Böhm. Ges. d. Wiss., Prag (1907)

VEJDOVSKY, F. und A. MRAZEK :

Umbildung des Cytoplasma während der Befruchtung und Zellteilung. Nach den Untersuchungen am Rhynchelmis-Eie.

Arch. mikrosk. Anat. 62, 431 - 579 (1903)

WADA, B. :

The mechanism of mitosis based on studies of the submicroscopic structure and of the living state of the Tradescantia cell.

Cytologia 16, 1 - 26 (1950)

Den Herren Professoren

Dr. K. NEUBERT und Dr. H. KULENKAMPPF

möchte ich an dieser Stelle für
ihre Anteilnahme und Unterstützung
während der Durchführung der vor-
liegenden Arbeit herzlich danken.

Lebenslauf

Am 26. November 1926 wurde ich als Sohn des Buchdruckermeisters Alfred Specht und seiner Ehefrau Ernestine, geb. Stang, in Oehringen/Wttbg. geboren. Nach vierjährigem Besuch der Volksschule trat ich 1937 in die Oberschule in Oehringen ein. Im Jahre 1942 wechselte ich an die Oberschule in Schwäb. Hall. Durch die Einberufung zum Wehrdienst wurde meine Schulausbildung mit der Erteilung des Reifevermerks vorzeitig abgeschlossen. Nach der Rückkehr aus Gefangenschaft war ich vom Oktober 1945 bis November 1946 im württembergischen Volksschuldienst als Schulhelfer tätig. Im Wintersemester 1946/47 begann ich das Studium der Medizin und Naturwissenschaften an der Julius-Maximilians-Universität in Würzburg. Hier legte ich im März 1948 den ersten, im April 1949 den zweiten Abschnitt der ärztlichen Vorprüfung ab. Am 15. März 1955 bestand ich das medizinische Staatsexamen. Meine Pflichtassistentenzeit absolvierte ich am Anatomischen Institut der Universität und auf der Chirurgischen Abteilung des Juliusspitals in Würzburg. Seit 1. März 1956 bin ich mit der Verwaltung der Stelle eines wissenschaftlichen Assistenten am hiesigen Anatomischen Institut beauftragt.

Ich versichere ehrenwörtlich, dass ich die vorliegende Arbeit selbständig verfasst und ausser der angegebenen Literatur keine weiteren Hilfsquellen benutzt habe.

Ich versichere ehrenwörtlich, dass ich bisher von keiner anderen Seite ein Dissertationsthema zur endgültigen Bearbeitung erhalten habe.

Wolfgang Hecht.

